•研究报告•

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林不同树种存活对邻体组成的响应差异

马钦洪^{1,2,3} 李艳朋^{1,2,3} 练琚愉^{1,2} 叶万辉^{1,2*}

1 (中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650)

2 (中国科学院华南植物园广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 理解群落结构和动态的主导机制是生态学研究的基本目标之一。群落内树种的存活受到其邻近树木的显著影响。为探究不同树种的存活对邻体组成的响应差异, 本研究基于鼎湖山南亚热带阔叶林20 ha森林动态监测样地中常见的90个树种的存活监测数据和功能性状数据, 建立了一系列关于邻体效应的树种存活模型。结果表明: 约58%的树种存活对邻体组成有敏感响应, 共存树种间的功能性状差异影响着50%的树种存活动态。不同树种对邻体组成的响应差异与其耐阴性相关, 耐阴能力较弱的树种更倾向于表现出对邻体的敏感性。低比叶面积、高叶干物质含量、木材密度和最大胸径意味着较强的耐阴能力, 与光资源利用策略有关的生态位分化可能是邻域尺度上物种共存的原因。本研究为量化邻体间的相互作用和解释局域群落的物种共存提供了新的视角。

关键词: 邻体组成; 存活响应; 性状差异; 功能性状; 耐阴性

Difference in survival response of tree species to neighborhood crowding in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan

Qinhong Ma^{1,2,3}, Yanpeng Li^{1,2,3}, Juyu Lian^{1,2}, Wanhui Ye^{1,2*}

1 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

2 Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Identifying the mechanisms that drive community structure and dynamics is one of the most fundamental goals in ecology. The local neighborhood in which trees grow significantly influences species survival. In order to understand the mechanisms underlying the various survival responses to neighborhood crowding among species, we compared the survival responses of focal tree species through modeling tree survival in terms of neighborhood effects. These effects were quantified in different ways, based on the survival monitoring and functional trait data of 90 species commonly observed in a lower tropical evergreen broad-leaved forest 20-ha plot in the Dinghu Mountains. We found that among all species tested, 58% showed sensitivity to neighborhood effects and that the survival response of 50% were mediated by functional trait differences among co-occurring species. Shade tolerance of species is associated with species sensitivity to its neighborhood as species with lower shade tolerance are intended to be sensitive to their neighbors. Lower specific leaf area, higher leaf dry matter content, wood density and maximum diameter at breast height indicate higher shade tolerance. Niche difference associated with light acquisition strategies may underlie species coexistence at the neighborhood scale. Our study provides new insights into quantifying neighborhood interaction and species coexistence at the local neighborhood scale.

Key words: neighborhood crowding; survival response; trait difference; functional trait; shade tolerance

收稿日期: 2018-02-12; 接受日期: 2018-04-02

基金项目: 国家自然科学基金(41371078)、中国科学院 B 类先导科技专项培育项目(XDPB0203)和中国森林生物多样性监测网络建设项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: why@scbg.ac.cn

理解群落构建的过程和机制对于解释物种共存十分关键(Wright, 2002)。生态学家们普遍认为, 群落内的多物种共存是环境过滤和生态位分化共同驱动的结果(HilleRisLambers et al, 2012)。作为植物资源利用策略的有效反映, 功能性状是识别这些复杂生态学过程的有力工具(McGill et al, 2006; Adler et al, 2013)。基于性状的群落构建研究通常以群落单元(样方)为基本单位, 通过比较样方内共存物种的性状分布格局与随机零模型模拟结果之间的差异来推断环境过滤和生态位分化在群落构建中的作用(Kraft et al, 2008; Bernard-Verdier et al, 2012)。然而, 这一方法有一定的局限性。一方面, 不同的生态学过程可能产生相似的群落性状格局(Mayfield & Levine, 2010; Kraft et al, 2015; Cadotte & Tucker, 2017); 另一方面, 树木之间的相互作用通常发生在有限的邻域(neighborhood)空间内(Uriarte et al, 2004a), 基于样方的方法无法充分考虑样方内部的生态学格局和过程(Peters, 2003; Chen et al, 2016)。因此, 越来越多的研究转向关注邻域尺度上的植物表现(plant performance), 如树木的生长和存活动态(Poorter et al, 2008; Wright et al, 2010)。基于个体的邻域分析(individual-based neighborhood analysis)方法被广泛应用于这些研究中, 它通过建立邻域条件和植物表现之间的联系揭示潜在的生态学过程, 为解释物种共存提供了新的视角(Uriarte et al, 2010; Kunstler et al, 2012; Lasky et al, 2014; Wiegand et al, 2017)。

邻域是树木定植生长的局部环境, 邻域内的树种组成通常显著影响着树木的生长和存活动态(Wang et al, 2012; Wiegand et al, 2017; Zhu et al, 2017)。邻近树木的物种身份(species identity)、数量、大小及其与目标树木的距离等(Canham et al, 2006)要素反映了目标树木的邻体组成特征, 它们共同决定了目标树木受到的邻体效应(neighborhood effects)(Hubbell et al, 2001; Stoll & Newbery, 2005)。

根据以往研究, 不同树种的存活对邻体组成的响应大致可以归纳为3种表现形式(Zambrano et al, 2017): (1)树种的存活响应只依赖于目标树木本身的大小, 而与邻体的密度和物种身份无关。(2)树种的存活响应与邻体密度有关, 并因邻近树种是同种

或异种而异(Uriarte et al, 2004b)。密度制约效应(density-dependent effects)在树木尤其是幼苗的存活中起着十分关键的作用(He & Duncan, 2000; HilleRisLambers et al, 2002; Comita et al, 2010)。当同种负密度制约效应强于异种负密度制约效应时, 强烈的种内竞争会抑制目标个体的存活, 从而实现邻域空间内的多物种共存(HilleRisLambers et al, 2012)。(3)树种的存活响应与邻体密度有关, 并且邻体效应的强度依赖于种间性状差异(Zambrano et al, 2017)。当功能性状与树种间生态位分化相关, 且目标个体与邻近个体性状差异较大时, 受到邻体密度制约效应的影响较弱; 当功能性状与树种间适合度差异相关, 且目标个体与邻近个体性状差异较大时, 局域树种之间更易发生竞争排除, 受到邻体影响更强(Kunstler et al, 2012; Lasky et al, 2014)。

由此可见, 不同树种的存活对邻体组成的响应方式存在着明显的差异。这种差异可能与树种本身的生活史策略有关(Hubbell et al, 2001; Comita & Hubbell, 2009; Gravel et al, 2010)。在高度郁闭的森林群落中, 光照是关键生态因子, 对光资源的竞争是树木间相互作用的主要来源(Hubbell et al, 2001)。耐阴性是植物对光环境适应的一种重要的生态策略, 能准确代表植物对外界光环境变化的响应, 共存树种间耐阴能力的差异反映了它们在低光环境中生存能力的差异(Gravel et al, 2010)。通常, 喜光树种对其邻域内树种组成变化的响应比耐阴树种更为敏感。例如, Kobe和Vriesendorp (2011)在西班牙拉塞尔瓦(La Selva)热带森林的研究发现, 树种死亡率对邻体密度的响应与其对光环境变异的响应高度相关。由此推断, 树种对邻体效应的存活响应可能与其耐阴性有关, 耐阴能力较弱的喜光树种可能对邻体组成表现出更强的敏感性。

为了探究不同树种的存活对邻体组成的响应差异及其成因, 本研究以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20 ha动态监测样地(简称鼎湖山大样地, 下同)为平台, 观测了样地内个体数大于10的90个树种(共计60,071株立木)的存活动态, 主要目标是: (1)比较鼎湖山大样地内不同树种的存活对邻体组成的响应差异; (2)从功能性状的角度探讨树种耐阴性与树种的存活响应之间的关联, 以期解释邻域尺度上

的物种共存提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

鼎湖山大样地位于广东省肇庆市鼎湖山国家级自然保护区(23°09'21"–23°11'30" N, 112°30'39"–112°33'41" E)核心区内, 面积为20 ha (400 m × 500 m), 植被类型为典型的亚热带常绿阔叶林。样地所在区域的年均温和年降水量分别为20.9℃和1,927 mm, 年均相对湿度为85%。样地海拔230–470 m, 坡度30°–50°, 地形复杂, 主要的土壤类型为赤红壤和山地黄壤。

2005年完成了鼎湖山大样地的首次调查, 样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物被测量、定位和挂牌标记(叶万辉等, 2008)。此后分别于2010年和2015年进行了第2次和第3次样地调查, 记录了样地内立木的补员、死亡和生长状况, 以监测样地森林群落的动态变化(Shen et al, 2013)。

1.2 样地调查数据和功能性状数据

本研究主要关注最近的一个调查区间(2010–2015)内样地植物的存活动态。根据调查记录, 2010年共计立木60,071株, 2015年共计立木79,477株, 5年间共有15,053株死亡(其中补员个体数为34,459), 年均死亡率为6.16%。我们将以2010年记录的存活个体为研究对象, 研究这些个体的存活动态与周围的生物条件之间的关联。5年间新进补员的个体不作为关注对象。

本研究选取了采集自植物叶片、枝条以及植物整株的7个功能性状, 包括: 比叶面积(specific leaf area, SLA, cm²/g)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC, g/g)、叶面积(leaf area, LA, cm²)、叶片厚度(leaf thickness, LT, mm)、叶绿素含量(chlorophyll concentration, Chl, g/m²)、木材密度(wood density, WD, g/cm³)和最大胸径(maximum diameter at breast height, MDBH, cm)。测定方法参照Cornelissen等(2003), 测定结果详见Shen等(2014)。由于郁闭森林中植物树高的测量准确性难以保证, 我们基于胸径和树高的高度相关, 以最大胸径替代最大树高(Kraft et al, 2008)。选用的这些性状代表了植物关键的生态策略, 已被广泛应用于森林群落共存物种的性状格局的分析中(Kraft & Ackerly, 2010; Díaz et al, 2016; Kunstler et al, 2016), 对于检验功能

性状在邻体效应中的作用十分关键。

1.3 研究方法

本研究中, 我们划定以目标树木为中心向外扩散20 m的空间范围为邻域(Uriarte et al, 2010)。为了保证划定的邻域有足够大小, 位于样地边缘20 m内的植物个体不作为目标树木参与到研究中。目标树种还排除了个体数少于10株的稀有种, 以免由于样本量过少而影响模型的收敛。最终进入研究的目标树种共计90个, 其胸高断面积总和约占样地总和的93.86%, 足以反映整个样地内树种存活响应的差异。

1.3.1 邻体效应的计算

本研究采用以下公式定量表示目标树木受到的邻体效应(neighborhood crowding effect, NC) (Lasky et al, 2014; Chen et al, 2016; Han et al, 2017):

$$NC_{fi} = \sum_{k=1}^s \left[\lambda_{fk} \sum_{j=1}^{N_k} \left(\frac{BA_{kj}}{Dist_{kj}} \right) \right] \quad (1)$$

其中, BA_{kj} 是邻近树种 k 的个体 j 的胸高断面积, $Dist_{kj}$ 是 k 与 j 之间的距离, N_k 是邻近种 k 的个体数, s 是邻域内的树种数目, λ_{fk} 是目标种 f 和邻近种 k 之间的相互作用系数(interaction coefficient), 决定着树种 f 和 k 之间的相互作用强度。由于不同树种的存活对邻体组成的响应方式存在差异, 故对 λ_{fk} 依次进行不同的假设(Lasky et al, 2014):

(1) $\lambda_{fk} = 0$, 树种的存活响应与邻体的密度及其树种身份无关;

(2) $\lambda_{fk} = 1$, 树种的存活响应与邻体密度有关。此时考虑两种情形: 一是邻体效应的强度与物种身份无关, 即所有邻体被视作等价; 二是邻体效应的强度与物种身份有关并因邻近种(与目标种)是同种或异种而异, 邻体效应由同种邻体效应和异种邻体效应之比计算得到(Uriarte et al, 2010)。

(3) $\lambda_{fk} = 1 - NTD$, 树种的存活响应依赖于邻体密度且邻体效应的强度由邻近树种间的功能性状差异(neighbor trait difference, NTD)决定。首先对分布明显右偏的功能性状进行对数变换, 接着通过归一化变换至0–1区间。采用两种方式计算NTD: 一种是 $NTD_s = |T_f - T_k|$, 表示邻近种和目标种之间的绝对性状差异(absolute trait difference)。NTD_s越大, λ_{fk} 越小。另一种是 $NTD_h = |T_f - T_k|$, 表示邻近种和目标种之间的性状等级(trait hierarchy)差异。当目标种性

状大于邻近种时(即 $NTD_h > 0$), $\lambda_{fk} < 1$; 否则 $\lambda_{fk} > 1$ 。除此之外, 为衡量种间的多维性状差异对种间相互作用的影响, 对性状数据做主成分分析(表1), 分别根据树种在第一主成分轴(PC1)和前4个主成分轴(PC1–4)上的得分矩阵的欧氏距离计算 NTD , 进而算出对应的 λ_{fk} 。

1.3.2 树种存活候选模型的拟合与选择

为了比较不同物种对邻体组成的响应差异, 本研究运用广义线性模型(generalized linear model)对每个树种依次构建一系列存活候选模型(M0–M18)。模型的变量由DBH和NC组成, 由于DBH和NC变量的分布高度右偏, 在进入模型之前在原变量加1的基础上做自然对数转换。

M0也称基本模型, 其假定为树种的存活响应只依赖于树木本身的大小(2010年调查所得胸径DBH)而与邻体效应无关。候选模型中除了M0只包括DBH外, 其余模型均加入了基于不同假设算得的NC作为模型变量。其中, M1假定邻近个体等价; M2假定同种邻体密度是树种存活响应最重要的制约因素; M3–M18是基于单个性状(M3–M16)和多维性状(M17–M18)的种间差异的一系列模型, 包含的变量各不相同: 其中, M3–M9和M10–M16分别包含由7个性状(以SLA、LDMC、LA、LT、Chl、WD、MDBH的顺序)并以绝对差异和等级差异两种方式计算的NC变量; M17和M18则分别包含由性状PC轴1和PC轴1–4得到的种间性状差异计算的NC变量。

使用最大似然法(maximum likelihood)估计模型变量, 以小样本量校正的赤池信息准则(Akaike information criterion corrected, AICc)为模型优劣的评判标准——M0与各模型AICc之差记为 $\Delta AICc$ (即 $\Delta AICc \geq 0$), 视 $\Delta AICc$ 最大者为最佳模型。当 $\Delta AICc \leq 2$ 时, 模型被认为和基本模型M0之间无显著差异, 此时选择参数更少的即M0为最佳模型。用 R_N^2 (Nagelkerke's R_N^2)评价各模型的预测能力。

1.3.3 树种耐阴性指数的计算

树种的耐阴性受树种生长和存活的权衡调控(Wright et al, 2003), 一般来说, 喜光树种比耐阴树种具有更高的生长率和死亡率。参照Comita等(2010)中使用的方法, 对各树种取幼树(DBH为1–5 cm的个体)计算平均相对生长率和死亡率, 接着对生长率和死亡率数据做自然对数转换, 然后进行主成分分析并以树种在第一主成分轴(PC1)上的得分作为

表1 功能性状在PCA分析中各主成分(PC)的载荷值

Table 1 Factor loadings of the principal components of the PCA on functional traits

功能性状 Functional trait	PC1	PC2	PC3	PC4
比叶面积 Specific leaf area	0.582	–0.062	0.088	0.237
叶干物质含量 Leaf dry matter content	–0.367	0.489	–0.059	–0.178
叶面积 Leaf area	0.289	–0.378	–0.558	–0.337
叶片厚度 Leaf thickness	–0.366	–0.512	–0.273	–0.282
叶绿素含量 Chlorophyll concentration	–0.339	–0.324	–0.177	0.816
木材密度 Wood density	–0.422	–0.201	0.367	–0.196
最大胸径 Maximum diameter at breast height	–0.126	0.455	–0.66	0.121
累计解释量 Cumulative interpretation (%)	33.2	56.6	71.7	82.1

树种的耐阴性指数(shade tolerance index)。耐阴性指数越高, 意味着树种具有越低的生长率和死亡率, 以及越强的耐阴能力(Comita et al, 2010; Chen et al, 2016)。

根据模型选择的结果将树种归为两组, 一组是对邻体组成的存活响应不敏感(insensitivity, IS) (M0为最佳模型), 另一组则是对邻体组成的响应敏感(sensitivity, S) (M1–M18为最佳模型)。接着通过 t -检验的方法检验这两组树种的耐阴性指数之间是否存在显著差异, 然后用回归分析的方法检验树种耐阴性指数与各功能性状之间的关系。

本研究中所有的数据处理、建模分析与绘图均在R 3.4.3 (R Core Team, 2018)中完成, 其中AICc的计算使用MuMIn包, 数据整理与绘图使用tidyverse系列包。

2 结果

2.1 不同树种对存活模型的选择

构建各树种存活对邻体组成的响应的一系列候选模型并比较模型选择的结果, 发现不同树种的最优存活模型不同。在接受检验的90个树种中(表2, 附录1), 有38个树种(42.2%)的最佳存活模型为M0, 这些树种对邻体组成的响应不敏感, 或称这些树种的存活不依赖于邻体的组成; 其余52个树种(57.8%)的最优存活模型均包含了邻体效应变量(M1–M18, $\Delta AICc$ 均值为7.79), 它们的存活表现出对邻体的敏感性。

表2 90个目标树种对存活候选模型的选择
Table 2 Selection of models on survival for 90 species

模型 Model		合计 Total	绝对差异 Absolute difference	等级差异 Hierarchical difference
基本模型 Basic model		38	NA	NA
邻体等价模型 Neighbour equivalence model		7	NA	NA
同种密度效应模型 Onspecific density effect model		5	NA	NA
基于性状差异的模型 Models based on trait difference	比叶面积 Specific leaf area	6	6	0
	叶干物质含量 Leaf dry matter content	9	8	1
	叶面积 Leaf area	8	6	2
	叶片厚度 Leaf thickness	1	0	1
	叶绿素含量 Chlorophyll concentration	6	5	1
	木材密度 Wood density	3	0	3
	最大胸径 Maximum diameter at breast height	4	4	0
	PCA轴1 PCA axis 1	1	NA	NA
	PCA轴1-4 PCA axes 1-4	2	NA	NA
总计 Total		90	29	8

NA表示该候选模型内不包含相应变量。
NA indicates the variable belongs to the corresponding column is not included in the model.

在最优模型为M1-M18的52个树种中, 选择邻体等价模型(M1)的树种有7个(7.8%); 选择同种密度制约效应模型(M2)的树种有5个(5.6%), 选择基于性状差异模型(M3-M18)的树种有45个(50%)。功能性状的主成分分析结果表明(表1), PC1的解释率为33.2%, 主要与比叶面积和木材密度有关, 反映了树种在资源策略上的权衡; PC1-4的累计解释率达82.1%。将选择 M3-M18的45个树种的模型选择结果分别按照NTD的计算方式、单个和多维性状汇总可得: 选择基于单个性状的绝对差异和等级差异的模型的树种数目分别为29和8, 选择基于多维性状差异的模型的树种共有3个(表2)。其中, 支持基于性状比叶面积、叶干物质含量、叶面积、叶片厚度、叶绿素含量和木材密度和最大胸径的模型的树种数目分别为6、9、8、1、6、3和4(表2)。

对比种组IS和S的多度分布(图1)发现, 种组S多度分布的范围较广且更倾向于包含多度高的树种($t = -3.901, P < 0.001$)。

2.2 树种耐阴性指数-性状关系与树种的邻体敏感性

对鼎湖山大样地内树种的相对生长率和死亡率的主成分分析结果显示, PC1的贡献率为56%, 树种的耐阴性指数与生长率和死亡率均呈高度负相关($r_1 = -0.71, r_2 = -0.70$)。种组IS的耐阴性指数显

图1 对邻体组成的存活响应表现出不同敏感性的两组树种的多度分布, 其中黑色代表对邻体组成敏感的种组S, 灰色代表对邻体组成不敏感的种组IS, 虚线表示种组内物种多度的中位数。多度数据在分析前进行了对数转换。
Fig. 1 Distribution of abundance for species with different survival response sensitivity to neighborhood crowding are showed. Species sensitive to neighborhood crowding are in black while insensitive ones in grey. Median values of abundance are indicated in dashed lines. The abundance data were log transformed beforehand.

著高于种组S (图2, $t = -2.137, P < 0.05$)。树种的耐阴性指数随比叶面积的降低以及叶干物质含量、木材密度和最大胸径的升高而呈现上升的趋势(图3)。低SLA、高LDMC、WD和MDBH意味着树种具有较强的耐阴能力。

3 讨论

通过一系列关于邻体效应的树种存活模型的拟合和比较,本研究讨论了不同树种的存活对邻体组成的响应差异及其与树种耐阴性的关联,并推测了发生在邻域尺度上的潜在生态学过程。

图2 对邻体组成的响应表现出不同敏感性的树种的耐阴性指数, IS和S分别表示对邻体不敏感和敏感的种组。

Fig. 2 Shade tolerance index of species with different response sensitivity to neighborhood crowding, where IS and S separately represent the species group insensitive and sensitive to neighborhood.

图3 树种耐阴性和功能性状之间的关系, A-G依次是比叶面积、叶干物质含量、叶面积、叶片厚度、叶绿素含量、木材密度和最大胸径, 其中比叶面积、叶面积和最大胸径在分析前进行了对数转换。虚线表示耐阴性指数随性状值的变化趋势。

Fig. 3 Relationship between shade tolerance index. (A) Specific leaf area (SLA); (B) Leaf dry matter content (LDMC); (C) Leaf area (LA); (D) Leaf thickness (LT); (E) Chlorophyll concentration (Chl); (F) Wood density (WD); (G) Maximum diameter at breast height (MDBH). Trends of shade tolerance index with each trait are indicated in dashed lines.

3.1 不同树种的存活对邻体组成的响应差异及潜在的生态学过程

本研究中,不同树种的存活对邻体组成的响应表现出明显的差异:42%的树种存活不依赖于邻域的生物条件,58%的树种的存活对邻体效应表现出敏感响应。50%的树种的存活响应不仅依赖于邻体的密度,还与邻体的树种身份有关。44%的树种支持邻体性状差异影响邻体效应强度的假设。先前Uriarte等(2010)在亚热带森林开展的和Fortunel等(2016)在热带森林中开展的关于邻体效应的研究也发现,考虑功能性状对邻体效应的调节作用有助于解释树种的存活动态(Zambrano et al, 2017; Zhu et al, 2017)。然而在具有不同响应方式的树种数量比例上,这些研究之间存在着较大的差异。Uriarte等(2010)的研究中只有少数树种的存活响应仅依赖于树木本身大小和邻体密度的变异,而Fortunel等(2016)的研究则发现多达72%的树种的生长对邻体效应不敏感。一方面,前者只关注了群落内最常见的19个物种,而本研究的关注对象则涵盖了优势种、中生种及少数稀有种的90个物种。而且本研究发现,对邻体组成响应敏感的树种更倾向于有较高的相对多

度。相比于非优势种, 优势种对邻体组成的响应可能更为敏感。另一方面, 后者是在水热条件丰富的热带森林中开展的研究, 而种间相互作用强弱可能因植物所处环境背景而异 (Spasojevic & Suding, 2012; Cadotte & Tucker, 2017)。Zambrano等(2017)提出树种对不同生境条件的适应性差异影响其在局域群落内的表现, 而这类仅考虑单个群落的研究有明显的缺陷, 因此考虑树种的生长或存活响应-邻体效应关系在不同气候背景下的变化就显得十分必要 (Zambrano et al, 2017)。

邻近种与目标种的种间差异是引起树种存活响应差异的重要原因 (Zambrano et al, 2017)。在以往未考虑性状影响的研究中, 通常将邻近种划分为同种和异种进行讨论 (Uriarte et al, 2004b), 并认为同种邻体密度是引起树木尤其是幼苗间的存活响应差异的最为关键的生物因素 (Comita et al, 2010; Wang et al, 2012; Johnson et al, 2014)。而在本研究中, 从树种的模型选择结果来看, 考虑种间性状差异对邻体密度效应的介导作用更能解释树种的存活表现。相比于简单地将邻近种区分为同种和异种, 以功能性状衡量的种间差异引起的邻体效应变异更能有效地捕捉到邻域内共存树种间的存活动态差异 (Zambrano et al, 2017; Zhu et al, 2017)。这一方面可能与本研究的对象是成树有关, 同种负密度制约效应的重要性可能因植物发育阶段而异 (Wang et al, 2012; Ma et al, 2014); 另一方面, 仅通过同种和异种衡量种间差异忽略了不同异种之间的差异, 同种负密度制约仅仅简单地反映了同种邻体具有相似的资源需求 (Uriarte et al, 2010), 利用功能性状去衡量种间差异能帮助我们更好地整合邻体间的相互作用 (Chen et al, 2016; Zhu et al, 2017)。

本研究中, 基于不同计算方式和不同性状的种间差异均能捕捉到邻体效应对树种存活响应的影响。首先, 选择基于绝对性状差异模型的树种明显多于选择基于性状等级差异模型的树种。这意味着相比基于竞争等级差异的种间适合度差异, 基于绝对性状差异的种间生态位分化或许更能解释该群落内邻域尺度上的物种共存。Lasky等(2014)同样发现, 基于绝对种间差异的稳定生态位差异要比基于种间竞争等级差异的相对适合度差异对树种存活的贡献更大。其次, 支持SLA、LDMC、LA、Chl的树种数量占据优势, 仅有个别树种支持LT、WD、

和多维性状的种间差异。其中, SLA反映了植物在快速生长与资源保留之间的权衡, LDMC、LA和Chl都与树种的光合速率有关 (Pérez-Harguindeguy et al, 2013)。这表明与光资源获取和利用策略有关的功能性状或许能更显著地影响邻体效应的强度, 暗示着树种的存活动态可能和共存邻体间对光资源的竞争有关, 树种间存活响应的差异可能是共存树种间基于光资源分割的生态位分化的结果 (Gravel et al, 2010; Fortunel et al, 2016)。另外, 多维性状不如单个性状有效, 可能是因为单个性状更能真实反映各个生态位轴的信息, 而多维性状可能掩盖了真实的群落构建过程 (Spasojevic & Suding, 2012)。

3.2 树种耐阴性与其对邻体组成的响应敏感性

本研究发现, 树种的耐阴性指数与常见的功能性状密切相关。低比叶面积、高叶干物质含量、木材密度和最大胸径意味着树种具有更强的耐阴性。喜光树种和耐阴树种间存在着对比鲜明的资源策略: 喜光树种具有较高比例的光合组织, 表现出较高的光合速率、生长率以及快速获取资源的生存策略 (Pérez-Harguindeguy et al, 2013); 耐阴树种则更倾向于具有资源保守型策略, 能够在光强较弱的胁迫条件下保持较高的光截取能力, 维持较低的死亡率和生长率 (Wright et al, 2003)。同时, 树种对邻体效应响应的敏感程度与其耐阴性相关, 对邻体效应响应不敏感的树种的耐阴性指数显著高于敏感树种。其中的原因可能来自以下几个方面: 首先, 对邻体组成响应敏感的树种中, 有相当一部分选择了基于与光资源获取和利用策略相关的性状的模型。耐阴性指数与这些性状中的大部分均有显著关联, 树种耐阴性的差异可能是引起树种对邻体组成的响应差异的原因 (Kobe & Vriesendorp, 2011)。其次, 树种对邻体组成的敏感性可能体现在多个层面上。例如, McCarthy-Neumann和Kobe (2008)发现, 耐阴性不同的树种对天敌和病虫害的易感程度不同, 喜光树种比耐阴树种的幼苗更易受到病虫害的干扰。Chen等(2016)发现耐阴性不同的树种的生物量动态受邻体相异性效应的影响不同: 邻体相异性效应对喜光树种的影响最为强烈, 而且随树种的耐阴性增加, 邻体相异性效应的重要性降低。这些发现从多个角度比较了耐阴种和喜阳种间对邻域内物种组成的响应差异, 暗示了耐阴性与树种的邻体响应敏感性之间的关联。第三, 耐阴性是对植物在低光林

下生长和存活能力的反映(Valladares & Niinemets, 2008), 强烈影响着树种的林下更新动态: 喜光树种往往比耐阴树种有更高的生长率和死亡率(Comita et al, 2010)。所以与树种生长-死亡权衡密切关联的耐阴性(Wright et al, 2003)或许是共存树种间存活响应差异的决定性因素。

综上所述, 本研究利用功能性状数据结合关于邻体效应的存活模型, 对比了不同树种对邻体组成的响应差异, 揭示了影响树种间相互作用的关键生态位分化途径, 即物种对光的利用方式的差别, 有助于理解亚热带森林群落的构建和多样性维持机制。未来可以针对种间功能性状变异对植物间的相互作用的影响展开深入的研究, 例如由功能性状调节的相互作用如何影响多种种群的统计动态(Zambrano et al, 2017; Zhu et al, 2017)如生长和更新, 这种影响在树木的不同发育阶段有何差异等(Lasky et al, 2015)。

参考文献

- Adler PB, Fajardo A, Kleinhesselink AR, Kraft NJ (2013) Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 1294–1306.
- Bernard-Verdier M, Navas M, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E (2012) Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100, 1422–1433.
- Cadotte MW, Tucker CM (2017) Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 429–437.
- Canham CD, Papaik MJ, Uriarte M, McWilliams WH, Jenkins JC, Twery MJ (2006) Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in new England forests. *Ecological Applications*, 16, 540–554.
- Chen YX, Wright SJ, Muller-Landau HC, Hubbell SP, Wang YF, Yu SX (2016) Positive effects of neighborhood complementarity on tree growth in a Neotropical forest. *Ecology*, 97, 776–785.
- Comita LS, Muller-Landau HC, Aguilar S, Hubbell SP (2010) Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, 329, 330–332.
- Comita LS, Hubbell SP (2009) Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, 90, 328–334.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JH, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, Garnier E, Bonisch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, Moles AT, Dickie J, Gillison AN, Zanne AE, Chave J, Wright SJ, Sheremet'ev SN, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig JS, Gunther A, Falczuk V, Ruger N, Mahecha MD, Gorne LD (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.
- Fortunel C, Valencia R, Wright SJ, Garwood NC, Kraft NJB (2016) Functional trait differences influence neighborhood interactions in a hyperdiverse Amazonian forest. *Ecology Letters*, 19, 1062–1070.
- Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C (2010) Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos*, 119, 475–484.
- Han BC, Umaña MN, Mi XC, Liu XJ, Chen L, Wang YQ, Liang Y, Wei W, Ma KP (2017) The role of transcriptomes linked with responses to light environment on seedling mortality in a subtropical forest, China. *Journal of Ecology*, 105, 592–601.
- He FL, Duncan RP (2000) Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88, 676–688.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–248.
- HilleRisLambers J, Clark JS, Beckage B (2002) Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature*, 417, 732–735.
- Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R, Foster RB (2001) Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research*, 16, 859–875.
- Johnson DJ, Bourg NA, Howe R, McShea WJ, Wolf A, Clay K (2014) Conspecific negative density-dependent mortality and the structure of temperate forests. *Ecology*, 95, 2493–2503.
- Kobe RK, Vriesendorp CF (2011) Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest. *Ecology Letters*, 14, 503–510.
- Kraft NJB, Ackerly DD (2010) Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM, Fox J (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.

- Kunstler G, Falster D, Coomes DA, Hui F, Kooyman RM, Laughlin DC, Poorter L, Vanderwel M, Vieilledent G, Wright SJ, Aiba M, Baraloto C, Caspersen J, Cornelissen JH, Gourlet-Fleury S, Hanewinkel M, Herault B, Kattge J, Kurokawa H, Onoda Y, Penuelas J, Poorter H, Uriarte M, Richardson S, Ruiz-Benito P, Sun IF, Stahl G, Swenson NG, Thompson J, Westerlund B, Wirth C, Zavala MA, Zeng H, Zimmerman JK, Zimmermann NE, Westoby M (2016) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529, 204–207.
- Kunstler G, Lavergne S, Courbaud B, Thuiller W, Vieilledent G, Zimmermann NE, Kattge J, Coomes DA (2012) Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, 15, 831–840.
- Lasky JR, Uriarte M, Boukili VK, Chazdon RL (2014) Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 5616–5621.
- Lasky JR, Bachelot B, Muscarella R, Schwartz N, Forero-Montaña J, Nytych CJ, Swenson NG, Thompson J, Zimmerman JK, Uriarte M (2015) Ontogenetic shifts in trait-mediated mechanisms of plant community assembly. *Ecology*, 96, 2157–2169.
- Ma L, Chen C, Shen Y, Wu LF, Huang ZL, Cao HL (2014) Determinants of tree survival at local scale in a sub-tropical forest. *Ecological Research*, 29, 69–80.
- Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- McCarthy-Neumann S, Kobe R (2008) Tolerance of soil pathogens co-varies with shade tolerance across species of tropical tree seedlings. *Ecology*, 89, 1883–1892.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167.
- Peters HA (2003) Neighbour-regulated mortality: The influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, 6, 757–765.
- Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, Ibarra-Manríquez G, Harms KE, Licona JC, Martínez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Pena-Claros M, Webb CO, Wright IJ (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908–1920.
- R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. (accessed on 2018-03-12)
- Shen Y, Santiago LS, Ma L, Lin GJ, Lian JY, Cao HL, Ye WH (2013) Forest dynamics of a subtropical monsoon forest in Dinghushan, China: Recruitment, mortality and the pace of community change. *Journal of Tropical Ecology*, 29, 131–145.
- Shen Y, Santiago LS, Shen H, Ma L, Lian JY, Cao HL, Lu HP, Ye WH (2014) Determinants of change in subtropical tree diameter growth with ontogenetic stage. *Oecologia*, 175, 1315–1324.
- Spasojevic MJ, Suding KN (2012) Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: The importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 100, 652–661.
- Stoll P, Newbery DM (2005) Evidence of species-specific neighborhood effects in the dipterocarpaceae of a Bornean rain forest. *Ecology*, 86, 3048–3062.
- Uriarte M, Canham CD, Thompson J, Zimmerman JK (2004a) A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs*, 74, 591–614.
- Uriarte M, Condit R, Canham CD, Hubbell SP (2004b) A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: Does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology*, 92, 348–360.
- Uriarte M, Swenson NG, Chazdon RL, Comita LS, Kress WJ, Erickson D, Forero-Montana J, Zimmerman JK, Thompson J (2010) Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighborhood interactions in a subtropical wet forest: Implications for community assembly. *Ecology Letters*, 13, 1503–1514.
- Valladares F, Niinemets U (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237–257.
- Wang XG, Comita LS, Hao ZQ, Davies SJ, Ye J, Lin F, Yuan ZQ (2012) Local-scale drivers of tree survival in a temperate forest. *PLoS ONE*, 7, 10.
- Wiegand T, Uriarte M, Kraft NJB, Shen GC, Wang XG, He FL (2017) Spatially explicit metrics of species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity: Insights into plant community assembly processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 329–351.
- Wright SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, Engelbrecht

- BMJ, Harms KE, Hubbell SP, Marks CO, Ruiz-Jaen MC, Salvador CM, Zanne AE (2010) Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664–3674.
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Condit R, Hubbell SP (2003) Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*, 84, 3174–3185.
- Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY, Wang ZG, Li L, Wei SG, Wang ZM (2008) Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 274–286. (in Chinese with English abstract) [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明 (2008) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20公顷样地群落特征研究. *植物生态学报*, 32, 274–286.]
- Zambrano J, Marchand P, Swenson NG (2017) Local neighborhood and regional climatic contexts interact to explain tree performance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20170523.
- Zhu Y, Hogan JA, Cai HY, Xun YH, Jiang F, Jin GZ (2017) Biotic and abiotic drivers of the tree growth and mortality trade-off in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 404, 354–360.

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 本研究中接受检验的90个树种的最佳存活候选模型、 $\Delta AICc$ 、 R_N^2 、多度及其邻体敏感性等信息。

Appendix 1 Information about the 90 species tested in our study, including the optimal model with its values of $\Delta AICc$ and R_N^2 , abundance and sensitivity to neighborhood

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018056-1.pdf>

马钦洪, 李艳朋, 练琚愉, 叶万辉. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林不同树种存活对邻体组成的响应差异. 生物多样性, 2018, 26 (6): 535–544.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018056>

附录1 本研究中接受检验的90个树种的最佳存活候选模型、 $\Delta AICc$ 、 R_N^2 、多度及其邻体敏感性等信息

Appendix 1 Information about the 90 species tested in our study, including the optimal model with its values of $\Delta AICc$ and R_N^2 , abundance and sensitivity to neighborhood

物种 Species	最佳模型 Optimal model	$\Delta AICc$	R_N^2	物种多度 Species abundance	邻体敏感性 Sensitivity to neighborhood
凹叶冬青 <i>Ilex championii</i>	M0	0.053	0.096	33	不敏感
白楸 <i>Mallotus paniculatus</i>	M4	5.246	0.017	285	敏感
白颜树 <i>Girroniera subaequalis</i>	M0	0.105	0.044	264	不敏感
柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	M15	5.323	0.002	2,809	敏感
半枫荷 <i>Pterospermum heterophyllum</i>	M0	0	0.256	37	不敏感
笔罗子 <i>Meliosma rigida</i>	M0	0	0.040	110	不敏感
变叶榕 <i>Ficus variolosa</i>	M0	0	0.003	52	不敏感
粗叶木 <i>Lasianthus chinensis</i>	M0	0.249	0.140	27	不敏感
大叶臭花椒 <i>Zanthoxylum myriacanthum</i>	M15	8.935	1.000	15	敏感
大叶土蜜树 <i>Bridelia fordii</i>	M5	7.25	0.037	86	敏感
鼎湖钓樟 <i>Lindera chunii</i>	M0	1.056	0.014	379	不敏感
鼎湖合欢 <i>Albizia turgida</i>	M0	1.606	0.091	37	不敏感
鼎湖血桐 <i>Macaranga sampsoni</i>	M1	4.133	0.023	519	敏感
短序润楠 <i>Machilus breviflora</i>	M2	5.562	0.007	579	敏感
二色波罗蜜 <i>Artocarpus styracifolius</i>	M0	0.54	0.096	397	不敏感
凤凰润楠 <i>Machilus phoenicis</i>	M18	2.051	0.292	24	敏感
橄榄 <i>Canarium album</i>	M7	3.287	0.019	354	敏感
狗骨柴 <i>Diplospora dubia</i>	M0	0.82	0.052	262	不敏感
谷木 <i>Memecylon ligustrifolium</i>	M11	15.836	0.031	1,152	敏感
光叶红豆 <i>Ormosia glaberrima</i>	M5	21.687	0.007	2,238	敏感
广东金叶子 <i>Craibiodendron scleranthum</i> var. <i>kwangtungense</i>	M2	14.721	0.124	1,623	敏感
广东润楠 <i>Machilus kwangtungensis</i>	M0	0	1.000	10	不敏感
褐叶柄果木 <i>Mischocarpus pentapetalus</i>	M12	18.551	0.019	1,141	敏感
黑桫 <i>Eurya macartneyi</i>	M0	1.181	0.003	360	不敏感
黑叶谷木 <i>Memecylon nigrescens</i>	M4	7.269	0.571	29	敏感
红枝蒲桃 <i>Syzygium rehderianum</i>	M5	29.914	0.005	4,750	敏感
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	M4	62.478	0.026	2,077	敏感
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	M5	2.629	0.062	369	敏感
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	M3	105.494	0.003	3,426	敏感
黄毛榕 <i>Ficus esquiroliana</i>	M7	8.203	0.139	38	敏感
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	M2	15.186	0.077	560	敏感
黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	M12	27.519	0.053	1,641	敏感
黄栀子 <i>Gardenia Jasminoides</i>	M2	3.746	0.092	27	敏感
假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	M0	1.105	0.097	57	不敏感
金叶树 <i>Chrysophyllum lanceolatum</i> var. <i>stellatocarpon</i>	M3	10.475	0.034	137	敏感
九节 <i>Psychotria rubra</i>	M1	14.06	0.030	423	敏感
鬻蒴 <i>Castanopsis fissa</i>	M4	6.819	0.007	459	敏感
亮叶猴耳环 <i>Archidendron Incidum</i>	M7	8.829	0.009	247	敏感

马钦洪, 李艳朋, 练琚愉, 叶万辉. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林不同树种存活对邻体组成的响应差异. 生物多样性, 2018, 26 (6): 535–544.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018056>

物种 Species	最佳模型 Optimal model	$\Delta AICc$	R_N^2	物种多度 Species abundance	邻体敏感性 Sensitivity to neighborhood
岭南杜鹃 <i>Rhododendron mariae</i>	M0	0	0.049	24	不敏感
岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	M0	0.917	0.067	65	不敏感
罗浮杜鹃 <i>Rhododendron henryi</i>	M7	4.518	0.007	963	敏感
罗浮柿 <i>Diospyros morrisiana</i>	M0	0	0.003	250	不敏感
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	M4	6.6	0.004	2,949	敏感
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	M0	0	0.050	119	不敏感
毛果巴豆 <i>Croton lachnocarpus</i>	M0	1.643	0.064	52	不敏感
毛蕊 <i>Melastoma sanguineum</i>	M4	2.839	0.132	58	敏感
毛叶嘉赐树 <i>Casearia velutina</i>	M0	0	0.025	26	不敏感
密花树 <i>Rapanea neriifolia</i>	M9	11.712	0.033	633	敏感
密毛乌口树 <i>Tarenna mollissima</i>	M0	0	0.004	22	不敏感
木荷 <i>Schima superba</i>	M1	4.443	0.051	1,731	敏感
南亚新木姜 <i>Neolitsea umbrosa</i>	M0	1.014	0.013	453	不敏感
蒲桃 <i>Syzygium jambos</i>	M1	9.759	0.169	18	敏感
青果榕 <i>Ficus variegata</i> var. <i>chlorocarpa</i>	M5	5.7	0.266	11	敏感
日本五叶茶 <i>Antidesma japonicum</i>	M3	9.087	0.158	52	敏感
绒毛润楠 <i>Machilus velutina</i>	M0	0	0.051	99	不敏感
榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	M0	0.718	0.061	603	不敏感
肉实树 <i>Sarcosperma laurinum</i>	M3	10.091	0.018	1,237	敏感
软荚红豆 <i>Ormosia semicastrata</i>	M9	2.776	0.136	22	敏感
三花冬青 <i>Ilex triflora</i>	M0	1.01	0.035	141	不敏感
三桠苦 <i>Evodia lepta</i>	M14	2.323	0.088	52	敏感
沙坝冬青 <i>Ilex chapaensis</i>	M0	0	0.078	112	不敏感
山钓樟 <i>Lindera metcalfiana</i>	M0	0.589	0.009	823	不敏感
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	M17	2.059	0.215	24	敏感
山牡荆 <i>Vitex quinata</i>	M18	3.474	1.000	11	敏感
山蒲桃 <i>Syzygium levinei</i>	M0	0.509	0.000	362	不敏感
山乌柏 <i>Sapium discolor</i>	M1	5.895	0.135	14	敏感
山油柑 <i>Acronychia pedunculata</i>	M1	5.393	0.026	140	敏感
韶子 <i>Nephelium chryseum</i>	M0	0.025	0.030	86	不敏感
疏花卫矛 <i>Euonymus laxiflora</i>	M0	1.757	0.033	280	不敏感
鼠刺 <i>Itea chinensis</i>	M0	0	0.001	43	不敏感
桃叶石楠 <i>Photinia prunifolia</i>	M2	5.378	0.079	57	敏感
天料木 <i>Homalium cochinchinense</i>	M0	0	0.006	26	不敏感
土沉香 <i>Aquilaria sinensis</i>	M0	0.005	0.010	17	不敏感
臀果木 <i>Pygeum topengii</i>	M0	0.152	0.006	134	不敏感
网脉山龙眼 <i>Helicia reticulata</i>	M0	1.876	0.069	30	不敏感
乌材 <i>Diospyros eriantha</i>	M5	9.592	0.020	110	敏感
显脉杜英 <i>Elaeocarpus dubius</i>	M0	0	0.004	423	不敏感
香楠 <i>Aidia canthioides</i>	M13	65.941	0.018	7,276	敏感
肖蒲桃 <i>Acmena acuminatissima</i>	M9	8.264	0.011	1,288	敏感
小盘木 <i>Microdesmis caseraiaefolia</i>	M0	0	0.038	103	不敏感
锈叶新木姜子 <i>Neolitsea cambodiana</i>	M1	3.255	0.047	194	敏感

马钦洪, 李艳朋, 练琚愉, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林不同树种存活对邻体组成的响应差异. 生物多样性, 2018, 26 (6): 535–544.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018056>

物种 Species	最佳模型 Optimal model	$\Delta AICc$	R_N^2	物种多度 Species abundance	邻体敏感性 Sensitivity to neighborhood
鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	M7	22.479	0.009	157	敏感
鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i>	M3	6.802	0.010	374	敏感
鱼尾葵 <i>Caryota ochlandra</i>	M0	0	0.087	43	不敏感
越南冬青 <i>Ilex cochinchinensis</i>	M4	2.759	0.840	13	敏感
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	M15	34.231	0.015	2,591	敏感
猪肚木 <i>Canthium horridum</i>	M0	0	0.127	25	不敏感
竹节树 <i>Carallia brachiata</i>	M3	5.752	0.013	910	敏感
锥 <i>Castanopsis chinensis</i>	M9	3.04	0.109	1,906	敏感
子凌蒲桃 <i>Syzygium champioii</i>	M4	7.448	0.030	307	敏感